

LE PEUPLEMENT HERPÉTOLOGIQUE D'*ASTROCARYUM PARAMACA* (ARECACÉES), UN PALMIER IMPORTANT DANS LA STRUCTURE DE LA FORÊT EN GUYANE FRANÇAISE

Jean-Pierre GASC

Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

The spiny palm-tree *Astrocaryum paramaca* has an important place in French Guyana forests, it is relatively abundant and its peculiar trapping system of dead leaves locally increases the amount of organic matter.

Searching by careful dissection of 109 plants appeared the best method of obtaining quantitative data on the terrestrial herpetofauna. Of the 136 specimens collected (Anura, Apoda, Sauria, Serpentes) of 27 species, 6 diurnal species are easily the most abundant. They are the smallest in size in their respective groups (Anura, Sauria).

Analysis shows that, when a specific microhabitat is taken as a representative of the forest, the only useful data for comparison are the number of species by group and the number of individuals of each species in proportion to the whole sample.

Total diversity has no meaning, each species must be looked at separately, taking account of some features of its life history which may be related to the structural characteristics of the microhabitat. Concerning the litter dwelling lizards, it must be noted that probably 60 to 80 individuals are present per hectare of forest, many being species previously regarded as rare.

INTRODUCTION

Bien que considérés parfois comme des regroupements artificiels d'un secteur des écosystèmes, les ensembles constitués par les Amphibiens et les Reptiles ont fait l'objet de nombreux travaux aboutissant à des modèles écologiques (BARBAULT, 1967; HEYER, 1967; SCOTT, 1976) ou bien à des comparaisons de milieux homologues dans les divers continents (cf. SCOTT, 1982). La litière et les divers microclimats situés au voisinage du sol dans les forêts tropicales humides constituent globalement un secteur où les Amphibiens et les Reptiles représentent une communauté à valeur écologique. C'est ainsi que dans les forêts guyano-amazoniennes, quelques espèces de Sauriens peuvent servir d'indicateurs, soit en raison de la géométrie de l'espace partagé (GASC, 1981), soit pour des causes trophiques, certains de ces petits Vertébrés étant des consommateurs relativement spécialisés de la faune du sol (GASC, BETSCH et MASSOUD, 1983).

Pour parvenir à des comparaisons significatives, il est nécessaire, après le stade de l'inventaire systématique, d'effectuer des observations répétées de chaque espèce dans son cadre de vie, de situer ce dernier dans la structure générale du milieu et d'obtenir des données quantitatives au moins approchées sur la richesse spécifique. Il est bien connu que le milieu forestier est particulièrement ingrat pour ce genre d'approche, en raison de sa complexité structurale et de son hétérogénéité. Si la méthode des quadrats est applicable pour des animaux suffisamment grands pour être repérables, ou même soumis au radio-tracking, il n'en est pas de

même pour la majorité des Amphibiens et Reptiles de la litière qui comptent parmi eux les plus petits des Vertébrés terrestres. C'est pourquoi il paraît préférable d'utiliser une méthode de fouille systématique de sites remarquables par leur abondance dans le milieu et repérés au préalable comme favorables à la concentration des animaux recherchés (HEYER et BERVEN, 1973; VORIS, 1977).

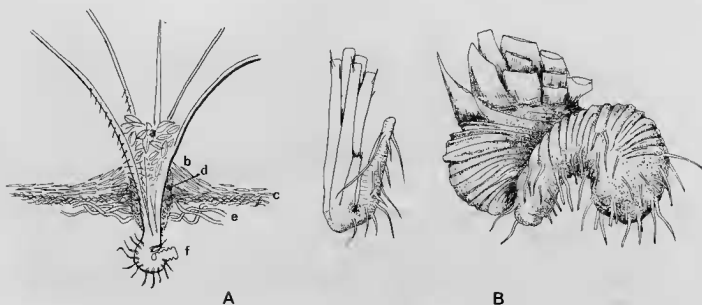
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des pièges constitués par des boîtes de 155 mm d'ouverture sur 250 mm de hauteur, placées au hasard dans le sol de la forêt et garnies de guides en étoile faits avec des rachis de palmes, n'ayant pas donné le résultat escompté (2 captures sur 40 pièges pour deux mois), nous avons concentré nos efforts sur la fouille totale de palmiers épineux et acaules, très fréquents dans la forêt de Guyane française. Ce travail a été réalisé au cours de deux missions (avril, mai 1979 et décembre, janvier 1980) dans la station du Saut Pararé (Arataye) du Muséum.

Sur la rive droite du fleuve, quelques kilomètres en aval de la zone réserve située sur l'autre rive, nous avons procédé à la dissection de 109 pieds d'*Astrocaryum paramaca*, en suivant deux layons de 2 km chacun. Chaque pied est d'abord soigneusement isolé de la végétation arbustive voisine et le sol balayé à la périphérie sur un rayon d'environ 4 m pour permettre de repérer la fuite d'animaux. Après une mesure approximative du rayon de la couronne et de sa hauteur, la circonférence à l'émergence des palmes hors du sol est prise à l'aide d'un mètre ruban, ainsi que la hauteur du manchon d'accumulation de feuilles mortes depuis le sol (fig. 1A). La dissection commence par la coupe des palmes au niveau du sommet du manchon d'accumulation. Puis le cône basal est débarrassé soigneusement de sa couverture de feuilles, les animaux débusqués étant recueillis au fur et à mesure. On procède ensuite à l'aide d'une bêche au creusement progressif, circulaire et centripète, d'un cratère jusqu'à découvrir complètement la tige souterraine, chaque pelletée étant triée. L'ensemble de la base

FIGURE 1. — A. Schéma du système constitué par un pied d'*A. paramaca*. a) réceptacle à feuilles; b) cône basal; c) litière formée de feuilles et du feutrage radiculaire; d) manchon d'humus; e) zone racinaire; f) tige souterraine du palmier.

B. Deux stades de développement du rhizome d'*A. paramaca*.



du palmier est enfin hissé sur le bord du cratère qui a été piétiné pour en rendre la surface impénétrable, et on procède à son débitage à la machete en petits tronçons. Le résidu de terre provenant des intervalles entre les bases des palmes doit encore être trié, car il constitue un ultime refuge pour les plus petits animaux. On a recueilli, parmi les Invertébrés, tous les spécimens de groupes en cours d'étude par les collègues (Onychophores, Myriapodes, Scorpions).

Parallèlement à ce travail de prélèvement, nous avons dénombré et cartographié les pieds d'*A. paramaca* présents dans les 6 hectares situés dans la réserve où l'ensemble du programme pluridisciplinaire du Muséum se déroule.

I. — PLACE D'*ASTROCARYUM PARAMACA* DANS L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER

Le palmier «counana», *Astrocaryum paramaca* (Arecaceae) peut être localement très abondant dans la forêt guyanaise. DE GRANVILLE (1978) rattache son abondance au degré de perturbation de la forêt, mais il ne précise pas la nature de la «perturbation». En réalité, ils paraissent présents à peu près partout, car même dans une forêt en apparence équilibrée subsistent les anciennes cicatrices de la régénération naturelle par chablis. Il suffit d'abattre des palmiers épineux pour se rendre compte qu'ils occupent toujours le fond d'un puits de lumière, alors que, paradoxalement, leur présence rend la forêt beaucoup plus obscure au niveau du sol. Ils seraient donc plutôt liés à une discontinuité de la canopée. Sur la terrasse de l'Arataye, un relevé pratiqué par G. Dubost montre une répartition des chablis et des *Astrocaryum* qui est exclusive les uns des autres.

La région du Saut Pararé où se situe la station d'étude du Muséum offre un peuplement assez riche en *Astrocaryum*, sur les deux rives du fleuve et depuis la berge jusqu'au sommet des collines latéritiques. L'inventaire cartographique de tous les pieds d'une hauteur supérieure à 2 m sur les 6 hectares expérimentaux de la station donne une idée de cette densité. 818 pieds ont été dénombrés, soit 137 pieds en moyenne par hectare. En réalité, les 6 hectares ne sont pas homogènes, comme le confirment d'autres données botaniques, les deux extrêmes comportant respectivement 88 (n° 1) et 195 pieds (n° 6). Les grands arbres tombés ont aussi été portés sur cette carte (fig. 2) ainsi que le relief.

La morphologie très particulière de ces végétaux leur confère le rôle de fabricateurs d'humus (DE GRANVILLE, 1977). Or, on sait que la forêt tropicale humide de terre ferme ne réalise pratiquement pas d'accumulation organique, les débris végétaux étant très rapidement dégradés et réintroduits dans le cycle fonctionnel du système. L'absence d'à-coups saisonniers ou climatiques importants permet l'absence du volant régulateur d'une réserve d'humus en voie de dégradation. Il en résulte une grande fragilité lorsque le couvert est brutalement détruit sur de grandes surfaces par action de l'homme, ou bien lorsque des fluctuations climatiques modifient la pluviométrie en quantité et répartition, ce qui fut le cas à plusieurs reprises au quaternaire. On peut donc dire qu'un des facteurs limitants de la forêt est constitué par la pauvreté de son sol. C'est pourquoi la concentration locale en humus créée par les pieds d'*A. paramaca* apparaît comme une ébauche de volant régulateur du système forestier. Notre attention a été d'abord portée sur le végétal par la fréquence des rencontres de petits Vertébrés à son voisinage immédiat. On peut penser qu'il constitue une structure d'abri et de gîte, mais la découverte, d'une part, de nombreux Invertébrés détritovores dans ce lieu (Diplopedes, Pérépates) et d'autre part, de la prédation sélective des Lézards de plus petite taille sur les microarthropodes (GASC, BETSCH et MASSOUD, 1983), révèle que, plus qu'un simple espace, ce palmier représente une unité fonctionnelle de l'écosystème.

A partir des fruits venus à maturité en saison des pluies (mars-avril) consommés par divers oiseaux et l'écureuil, se développent des plantules qui sont d'abord proches de la surface. La tige plonge ensuite en profondeur et constitue un rhizome. Parvenu à l'état adulte, le rhizome s'épaissit et prend une forme caractéristique en S couché (fig. 1B). Sa profondeur est variable, pouvant atteindre jusqu'à 0,8 m, sans

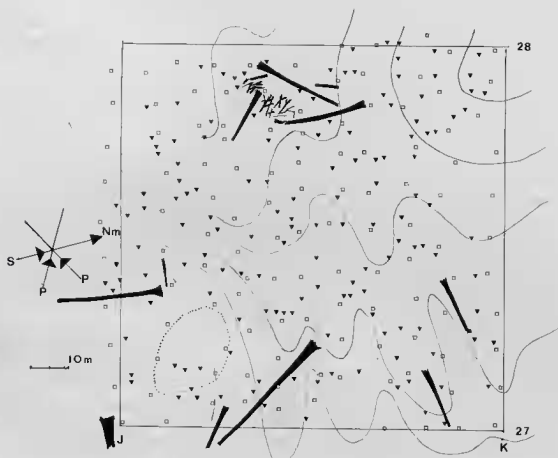


relation avec la taille du végétal, mais plutôt la nature du sol; il repose en effet le plus souvent sur une argile très compacte ou un lit de blocs rocheux provenant de la roche-mère. Les palmes se détachent directement d'un plateau, emboîtées étroitement par la base de leur rachis, puis s'élèvent au-dessus du sol en une couronne régulière formant un gigantesque entonnoir (de 3 à 6 m de hauteur) qui recueille les feuilles mortes tombant de la couronne des arbres le surmontant.

Ces feuilles sont retenues prisonnières à la base de ce système (appelé ici réceptacle) par le piège que constituent les épines des rachis. En effet, chacun porte à sa face inférieure, qui est extérieure au niveau de la base, une succession d'épines disposées grossièrement selon une demi-hélice. D'abord appliquées pointes en haut dans une dépression de l'épiderme, ces épines s'écartent progressivement jusqu'à diriger leurs pointes vers le bas.

Ce renversement s'effectue au niveau du sol, de telle sorte qu'à la base du réceptacle l'ensemble des épines des palmes qui s'écartent alors les unes des autres constitue un réseau tridimensionnel où sont réunis les débris en cours de dégradation. Sur les individus de grande taille, il arrive que le col de l'entonnoir, juste au-dessus du sol, donne l'apparence d'un cylindre d'humus. La hauteur du réceptacle est faiblement corrélée à la

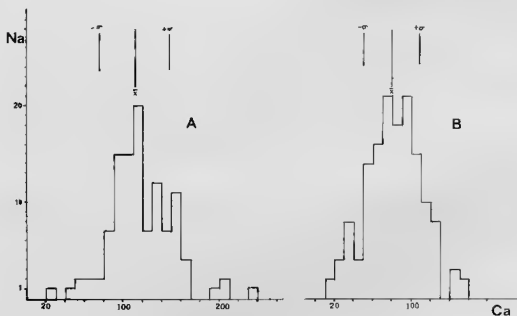
FIGURE 2. — Carte de l'un des 6 hectares de la station expérimentale du Saut Pararé. Les petits carrés représentent des collecteurs de fruits et de fleurs disposés en réseau; chaque triangle noir représente un pied d'*A. paramaca*. Nm, nord magnétique (1980); P, orientations dominantes du régime des pluies; S, orientation des vents dominants en régime sec. Les courbes de niveau sont approximatives, la dénivellation étant de 20 m entre les layons 27 et 28.



circonférence du pied que nous prendrons comme référence, car des raisons diverses en modifient l'allure et surtout la mesure en est beaucoup plus imprécise, sa limite supérieure étant constituée de feuilles récemment tombées. Elle est de $65 \text{ cm} \pm 25$ pour notre échantillon. La base du palmier est marquée sur le sol par un cône évasé recouvert des feuilles échappées au piège. La dissection complète du système révèle que ce cône représente la surface extérieure d'une épaisse lentille de débris et d'humus, feutrée des radicelles des arbres voisins dans laquelle le palmier est enchâssé (fig. 1 A). Plus profondément, on rencontre le plus souvent un lit de racines.

La température prise en novembre et décembre (fin de la saison sèche) dans le cône basal au début de la matinée (entre 6 et 7 heures, heure solaire) et dans l'après-midi (13 à 15 heures) est beaucoup plus constante (de $24,6^\circ$ à 25°) qu'à 1 m du sol dans les palmes ($22,6^\circ$ à 27°). Des données microclimatiques plus précises demanderaient à être effectuées.

FIGURE 3. — A. Histogramme des circonférences à la base des palmiers dans le lot fouillé.
B. Histogramme des circonférences mesurées dans un des hectares expérimentaux.
Ca, circonférences en centimètres; Na, nombre de pieds.



II. — RÉSULTATS

Avant d'analyser les résultats de captures effectuées dans les palmiers, il était nécessaire d'apprécier la représentativité de l'échantillon des pieds visités par rapport à un autre échantillon pris dans un des 6 hectares expérimentaux. En soi, l'échantillon fouillé au hasard des layons donne une répartition assez satisfaisante quand on considère la circonférence au niveau de sortie du sol des palmes (fig. 3A). En effet, 78 % des pieds se situent dans l'intervalle $\bar{x} \pm \sigma$.

La différence entre les deux échantillons, telle qu'elle ressort de la comparaison des histogrammes (fig. 3B), en particulier la meilleure répartition gaussienne et la plus faible moyenne des circonférences dans l'héctare témoin, peut s'expliquer par deux raisons. La première est d'ordre subjectif. Il se peut que la recherche de sites propices à la capture d'Amphibiens et de Reptiles ait fait négliger, lors de la prospection de part et d'autre des layons de prélèvements, les pieds de petite circonférence, qui n'ont généralement pas de cône basal. La

seconde, concernant le plus grand nombre de palmiers de grande circonférence, résiderait dans la différence entre un transect et une surface: l'hectare expérimental est situé sur le flanc d'une colline, tandis que l'échantillon de prélèvement s'étend sur deux fois deux kilomètres depuis la berge du fleuve jusqu'aux collines.

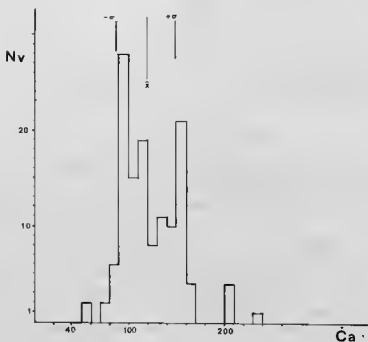
On peut évaluer l'importance prise par ce palmier dans la végétation de l'hectare expérimental en donnant la somme des aires basales au niveau du sol qui atteint 8,27 m².

Sur les 109 pieds disséqués, 75 ont donné des éléments de l'herpétofaune, soit 68,8 % de l'échantillon de palmiers. Les captures se répartissent ainsi: 52 Amphibiens de 9 espèces dans 44 pieds; 84 Reptiles, dont 68 Sauriens de 9 espèces dans 58 pieds, 16 Serpents de 9 espèces dans 15 pieds.

On peut remarquer que la répartition des pieds «positifs» est sensiblement identique à celle de l'ensemble de l'échantillon. La moyenne des circonférences est seulement légèrement supérieure (119 contre 111) et l'écart-type un peu plus serré (31 contre 37) (fig. 4).

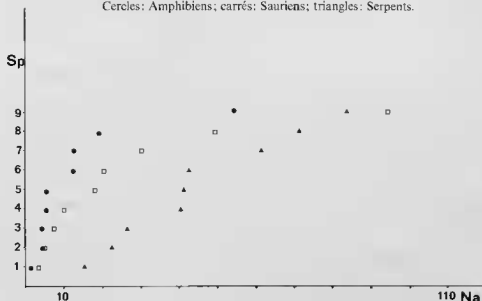
Le nombre cumulé d'espèces capturées selon le nombre d'*Astrocaryum* pour chacun des grands groupes, Amphibiens, Sauriens et Serpents, montre de façon claire que l'échantillon n'a pas la même signification selon les groupes (fig. 5). C'est ainsi que dès le 20^e pied, 6 des 9 espèces de Sauriens sont déjà rencontrées, la courbe du nombre cumulé montrant un plateau dans le cadre de l'échantillon. Les Amphibiens montrent une courbe des captures cumulées encore plus significative: trois des espèces les plus abondantes, *Adenomera andreae*, *Dendrobates pictus* et *Colosthetus beebei* apparaissent dès le 5^e pied d'*Astrocaryum*. On peut remarquer que le point déformant la courbe à ce niveau est dû au Gymnophione *Microcaecilia unicolor*, qu'il faudrait en toute rigueur traiter à part. Toutefois, une des espèces abondantes parmi les Anoures n'apparaît avec un individu qu'à partir du 54^e pied, c'est-à-dire à la fin de la première série fouillée en pleine saison des pluies. L'abondance (7 individus) de cette espèce ne s'est donc révélée qu'au cours de la mission effectuée tout au début de la saison des pluies, les individus étant relativement groupés (3 dans un même pied par deux fois). Il se peut donc que la base des *Astrocaryum* constitue un refuge pour ces microhylidés à tendance souterraine lors de la période sèche. Les captures de Serpents se disposent selon une droite qui révèle que les limites de l'échantillon sont beaucoup trop étroites pour atteindre une saturation.

FIGURE 4. — Répartition des captures des Vertébrés par rapport à la circonférence basale des palmiers.



Il se trouve en effet que, parmi les 35 espèces de Sauriens connus en Guyane, une dizaine environ est liée au sol du sous-bois forestier (GASC, 1981), tandis que les 76 espèces de Serpents (GASC ET RODRIGUES, 1980) comprennent un nombre très important de formes fréquentant cette zone, au moins à titre temporaire, les Serpents étant en général erratiques. Une analyse plus fine devrait d'ailleurs tenir compte de plusieurs catégories de Serpents dans les 9 espèces capturées. C'est ainsi que 4 espèces appartiennent aux Scoléophidiens, totalisant 50 % des individus. Ils représentent à notre avis le seul élément réellement comparable

FIGURE 5. — Nombre cumulé d'espèces capturées selon le nombre de pieds de palmiers fouillés.
Cercles: Amphibiens; carrés: Sauriens; triangles: Serpents.



à la majorité des espèces de Sauriens et d'Amphibiens capturés, révélant un lien important avec le microhabitat. Une seconde catégorie est constituée par des Colubridés à mœurs cachées, trouvés profondément entre les palmes ou dans l'humus (*Pseudoboa coronata*, *Geophis alasukai*). Enfin, pour d'autres, l'*Astrocarium* est un abri occasionnel, soit pour la chasse au guet (*Bothrops atrox* juvénile), soit pour la pause de jour d'espèces nocturnes (*Imantodes cenchoa*, à la surface du réceptacle des feuilles).

Pour les Sauriens, la même analyse conduit à penser que le lien avec le microhabitat est beaucoup plus étroit et général. Seules deux espèces sur les neuf (trois individus sur 68), doivent être considérées comme occasionnelles, compte tenu de leur mode de vie. *Anolis fuscoauratus kugleri* (un individu) vit sur les baliveaux du sous-bois. C'est un Lézard rapide, sauteur et grimpeur. Il peut se réfugier au sol lorsqu'il est inquiet, ce qui a sans doute été le cas lors de la préparation à la fouille du palmier. *Arthrosaura kockii* (deux individus) est un microteiidé vivant au sol, qui sort de son abri pour venir circuler dans les taches de soleil. L'autre espèce du genre, *A. reticulata* est par contre lucifuge et son absence peut paraître étonnante. Toutefois, nos observations semblent montrer que ce Lézard circule de préférence sous les feuilles et les grands troncs couchés.

Gonatodes annularis (deux individus) est souvent présent sur le rachis des palmes, en particulier lorsque l'*Astrocarium* est situé dans un ensemble comprenant des vestiges d'un ancien chablis avec un tronc couché sous lequel il trouve refuge. Le lien est beaucoup plus étroit pour les six espèces restantes. On doit remarquer que trois dominent, représentant 68 % des Sauriens capturés. Il s'agit de deux Sphaerodactylinés: *Coleodactylus amazonicus*, *Pseudogonatodes guianensis* et du microteiidé *Leposoma guianense*. Enfin, signalons que *Lepidoblepharis heyerorum*, inconnu de Guyane avant 1979 et décrit d'Amazonie seulement en 1978 par VANZOLINI, se tient ici au 6^e rang d'abondance pour les Lézards, au 12^e sur 27 pour l'ensemble de l'herpétofaune trouvée dans *Astrocarium*, ce qui mesure l'importance des techniques de prélèvement pour la connaissance de la faune.

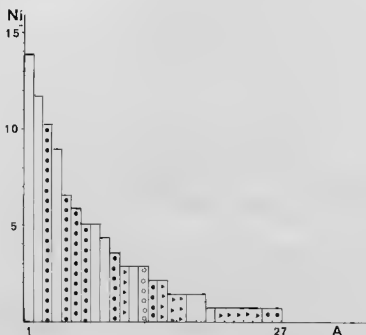
Richesse et diversité spécifiques

Plusieurs formules, dérivées de SHANNON et WEAVER (1963), ont été proposées pour parvenir à une comparaison quantitative de la diversité spécifique selon les types de milieu ou d'un continent à l'autre pour un même milieu, principalement pour les végétaux, mais aussi pour les éléments de l'herpétofaune en forêt tropicale (HEYER et BERVEN, 1973; VORIS, 1977; INGER, 1980; BENNETT, GIBBONS et GLANVILLE, 1980). La position de HEATWOLE (1982) nous paraît beaucoup plus prudente lorsqu'il écrit: «the concept of species diversity as expressed as an index is often biologically meaningless». En effet, un chiffre obtenu en combinant les trois variables du problème: nombre total d'individus, nombre d'espèces et nombre d'individus par espèce, ne permet pas de saisir toute l'information contenue dans la comparaison du nombre d'espèces pour chaque groupe (richesse spécifique) et du nombre d'individus pour chaque espèce par rapport à l'ensemble (équitabilité).

Une autre donnée nous paraît importante quand on prélève dans un seul habitat: les dimensions de l'échantillon nécessaires pour obtenir dans un habitat le nombre total d'espèces capturées pour chaque groupe (fig. 5). Ces données doivent être analysées et critiquées séparément et conjointement à la lumière des connaissances sur la biologie de chaque espèce et la structuration de l'habitat, avant de vouloir établir un modèle de stratégie globale qui correspondrait à un type de diversité.

Le nombre des espèces présentes dans chaque groupe est égal (fig. 5), mais en nombre d'individus les Amphibiens anoures et les Lézards dominent nettement (fig. 6). Pour les Lézards, deux *Sphaerodactylinés*, *Pseudogonatodes guianensis* et *Coleodactylus amazonicus*, totalisent 25,6 % des Vertébrés capturés. Si on y ajoute la 4^e espèce par rang d'abondance des Vertébrés, le microtéliid *Leposoma guianense*, on atteint 33,6 %. Or, ces trois espèces sont les plus petites en taille pour l'ensemble des Sauriens présents dans la région et se partagent de manière sélective la faune de micro-arthropodes (rappelons que 70 % des proies ingérées par ces Lézards appartiennent à cinq espèces de Collemboles seulement — GASC, BETSCH et MASOUD, 1983). On

FIGURE 6. — Pourcentage d'individus (n_i) pour chacune des 27 espèces classées par degré d'abondance (A). Sauriens en blanc; Amphibiens anoures en points noirs et apodes en points blancs; Serpents en triangles.



notera que l'ordre d'abondance de ces Lézards de litière dans les *Astrocaryum* est inverse de celui communément accordé pour les captures à vue, qui d'ailleurs se reflète directement dans les collections où *Leptosoma* est de loin le mieux représenté. C'est ainsi que HOOGMOED (1973), dans sa revue générale des Lézards de Surinam, cite en référence de collections 61 *Leptosoma guianense*, 44 *Coleodactylus amazonicus*, 10 *Pseudogonatodes guianensis*.

Pour les Anoures, les quatre espèces les plus abondantes, *Adenomera andreae*, *Dendrobates pictus*, *Chiasmocleis sudikarensis* et *Colosthetus beebei* représentent 27,88 % des Vertébrés.

Le reste de la faune (20 espèces) constitué par les quelques Lézards et Anoures restant et par la totalité des Serpents se répartit plus également, c'est-à-dire donne l'image d'une plus grande diversité. Nous avons vu plus haut à propos des Serpents, que ceci peut traduire le lien plus ou moins étroit avec le microhabitat considéré, en rapport avec le domaine vital et le mode de vie de chaque espèce.

Densité des populations de Lézards de litière

Il nous a paru intéressant d'utiliser les résultats obtenus par la fouille systématique des *A. paramaca*, compte tenu de l'abondance de ce palmier et du rôle qu'il paraît jouer dans la dynamique forestière, pour tenter une évaluation de la densité des populations de petits Sauriens dans la litière.

Le relevé des palmiers sur 6 hectares nous indique 818 pieds, soit 137 pieds en moyenne par hectare. Notre échantillon de 109 pieds a donné 46 Lézards appartenant aux trois espèces dominantes, prédatrices de Collemboles, *P. guianensis*, *C. amazonicus* et *L. guianense*. Une extrapolation donne, sur la base de 0,42 Lézard par pied, une population de 60 Lézards de ces trois espèces par hectare. Nous pensons que ces données ne permettent pas de distinguer entre les trois espèces, dans la mesure où nous avons observé dans les *Astrocaryum* une abondance inverse de celle obtenue par la récolte à vue. Cette contradiction est vraisemblablement liée premièrement au fait qu'en explorant une surface, on intègre parfaitement des microhabitats différents, deuxièmement aux différences adaptatives de ces espèces. Ainsi, le microtéliidé *L. guianense* est un animal beaucoup plus actif sur le plan locomoteur que les deux Sphaerodactylinés et il circule sur le sol dans des secteurs séparant les souches ou les bases des troncs; *C. amazonicus*, le plus petit, s'aventure aussi dans la litière, en particulier dans les zones plus sèches et même en lisière de forêt; par contre, *P. guianensis* n'apparaît que rarement à la surface de la litière et seulement dans des zones où les feuilles recouvrent un réseau superficiel de racines (ou de pneumatophores en bordure des bas-fonds marécageux). En toutes saisons, les *Astrocaryum* constituent une zone d'intersection entre les domaines vitaux de ces espèces, privilégiant, semble-t-il, *P. guianensis*, la plus secrète et la plus liée à l'humidité.

On peut élargir l'extrapolation à l'ensemble des espèces que l'on sait liées à la litière, et non héliophiles, soit 63 individus pour 190 pieds, 0,58 individu par pied, environ 80 Lézards par hectare. Ce dernier résultat est certainement en dessous de la réalité, dans la mesure où il ne rend pas compte, ni de la surface de litière hors *Astrocaryum* sous laquelle circule et se cache une espèce comme *Iphisa elegans*, ni des contreforts et autres reliefs racinaires qui ménagent un espace complexe favorable au Lézard à membres réduits *Bachia cophias*. Enfin *Arthrosaura reticulata* paraît absent des *Astrocaryum*, alors qu'il appartient à la faune locale.

Comparaison avec d'autres microhabitats

HEYER et BERVEN (1973) ont utilisé l'espace délimité par les contreforts des grands arbres comme élément de comparaison entre les forêts sèches de Thaïlande et les forêts humides de l'Equateur. Leurs résultats sont difficilement comparables avec les nôtres et peut-être sont-ils en eux-mêmes délicats à interpréter (cf. VORIS, 1977). La plus grande diversité trouvée en Equateur traduit-elle la diversité globale de la faune environnante, ou bien l'absence de spécialistes des contreforts (en particulier de Lézards), comme il en existe en Thaïlande? Quoi qu'il en soit, l'ensemble herpétologique des *Astrocaryum* a plus de ressemblance avec le modèle offert par les contreforts de Thaïlande, par la dominance des Lézards, alors que par la diversité, il se situe à mi-

chemin. Je ne pense pas qu'il soit possible d'aller loin dans ce genre de comparaison si l'on n'analyse pas en même temps les caractéristiques structurales des microhabitats, la taille et le mode de vie (au sens large) des espèces capturées, les ressources offertes aux animaux et leur disponibilité, leurs moyens d'échapper aux prédateurs. Nous avons vu plus haut que les trois espèces dominantes de Lézards étaient les plus petites du groupe et sélectionnaient très étroitement leurs proies dans un même groupe (Collemboles) à l'intérieur d'une même gamme de taille, contrairement à ce qui est généralement admis. Le degré de diversité dans un microhabitat donné ne peut donc s'expliquer seulement par l'histoire phylogénétique des groupes et la richesse spécifique globale dans le milieu environnant (la forêt prise en totalité), puisque ces facteurs sont tout autant des conséquences que des causes.

CONCLUSIONS

Astrocaryum paramaca constitue un élément important dans la structure de la forêt guyanaise et peut-être dans sa dynamique si l'on prend en compte le rôle de pôle d'enrichissement organique du sol joué par ce palmier épineux. Ce dernier aspect demanderait une étude particulière de la part d'une équipe réunissant les spécialistes de tous les niveaux intervenants (microbiologie du sol, pédofaune, Arthropodes, Vertébrés).

C'est pourquoi l'évaluation de densité pour les espèces de Lézards de litière, comprise entre 60 et 80 individus à l'hectare, calculée sur la base des *Astrocaryum* seulement, ne peut être qu'un chiffre correspondant à une sous-estimation.

Une étude de ces ensembles composites de Vertébrés conduite dans le but d'évaluer la diversité spécifique et d'établir des comparaisons avec les forêts d'autres continents, ne paraît guère répondre à la réalité biologique. Il est en effet nécessaire de prendre en compte plusieurs paramètres de niveau différent: l'histoire du peuplement animal et l'histoire de la formation végétale, la structure comparée des microhabitats, la taille relative et le mode de vie de chacune des espèces, l'intégration du microhabitat dans la mosaïque forestière.

Ainsi, que pourrait nous apprendre la diversité globale de l'échantillon de Vertébrés capturés dans les *Astrocaryum*, lorsqu'on voit qu'elle résulte de la combinaison entre les données fournies par six à sept espèces dominantes, liées structurellement et trophiquement à cet habitat (faible densité et équitabilité) et les données correspondant à une vingtaine d'espèces peu abondantes en individus à forte diversité et équitabilité (image classique des peuplements tropicaux)? Les unes et les autres rencontrent probablement des explications différentes.

Avec la faune des couronnes, celle de la litière est la plus mal connue. Il paraît indispensable d'explorer divers secteurs structuraux de ce niveau pour rétablir, dès l'inventaire, une perspective plus conforme à la réalité. Rappelons, à titre d'exemple, que plus de 5 % des individus de notre échantillon appartiennent à trois espèces décrites récemment (*Leptotyphlops collaris*, *Geophis alaskai*, *Lepidoblepharis heyerorum*), ce qui, aujourd'hui, est considéré comme un signe de rareté.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT (R.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): le cycle annuel de la biomasse des Amphibiens et des Lézards. *Terre Vie* 21: 297-318.
- BENNETT (S. H.), GIBBONS (J. W.) et GLANVILLE (J.), 1980. — Terrestrial activity, abundance and diversity of amphibian in differently managed forest types. *Amer. Midl. nat.*, 103(2): 412-416.
- GASC (J. P.), 1981. — Quelques nouvelles données sur la répartition et l'écologie des Sauriens en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35: 273-325.

- GASC (J. P.) et RODRIGUES (M. T.), 1980. — Liste préliminaire des Serpents de la Guyane française. *Bull. Mus. Natn. Hist. nat.*, 4^e série, 2, Section A, 2: 559-598.
- GASC (J. P.), BETSCH (J. M.) et MASSOUD (Z.), 1983. — Prédation sélective des Collemboles par les Sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Bull. Soc. Zool. France*, 108, 3: 467-476.
- GRANVILLE (J. J. de), 1977. — Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 12: 347-353.
- 1978. — Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse Doctorat d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 272 p.
- HEATWOLE (H.), 1982. — A Review of Structuring in Herpetofaunal Assemblages in Herpetological Communities, N. J. SCOTT (ed.). *Wildlife Research Report*, 13, Washington D.C.: 1-19.
- HEYER (W. R.), 1967. — A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia* 1967: 259-271.
- HEYER (W. R.) et BERVEN (K. A.), 1973. — Species diversity of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.
- HOOGMOED (H. S.), 1973. — Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The Lizards and Amphisbaenians of Surinam. W. Junk, Den Haag, 419 p.
- INGER (R. F.), 1980. — Relative abundance of frogs and lizards in forests of Southeast Asia. *Biotropica* 12: 14-22.
- SCOTT (N. J. Jr.), 1976. — The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- (ed.), 1982. — Herpetological communities. A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and Herpetologists' League, August 1977. *Wildlife Research Report* 13, Washington D.C., 239 p.
- SHANNON (C. E.) et WEAVER (W.), 1963. — The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, 117.
- VANZOLINI (P. E.), 1957. — O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, 13(1): 1-17.
- 1967. — Sobre o gênero *Pseudogonatodes*, com a descrição de uma espécie nova da Amazônia (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, 21(1): 1-12.
- 1978. — *Lepidoblepharis* in Amazônia (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, S. Paulo, 31(13): 203-211.
- VORIS (H. K.), 1977. — Comparison of herpetofaunal diversity in tree buttresses of evergreen tropical forests. *Herpetologica* 33: 375-380.